Untersuchungen über die Ausscheidung von Wassertropfen an den Blättern

von

Dr. A. Nestler.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der k. k. deutschen Universität in Prag.

(Mit 2 Tafeln.)

I.

Jene Blattstellen, an welchen unter günstigen Umständen eine Ausscheidung liquiden Wassers stattfindet, haben in der Mehrzahl der bisher bekannten und näher untersuchten Fälle mehr weniger eigenthümlich gestaltete oder gruppirte Spaltöffnungen — Wasserspalten — mit oder ohne einem unter denselben liegenden, differenzirten Gewebe, Epithem.

Man kann im Allgemeinen zwei extreme Fälle unterscheiden:

1. Die letzten Ausläufer der Gefässbündel in den Spitzen der Blattzähne, Blattkerben, etc., die Endtracheiden, münden insgesammt oder wenigstens zum Theil direct an die Wasserhöhlen unterhalb der Wasserspalten (*Siningia Lindenii, Cineraria rugosa, Vicia sepium,* Gräser etc.)

2. Zwischen den Wasserspalten und Gefässbündelenden liegt ein von dem benachbarten Gewebe sich scharf abhebendes Gewebe (*Saxifraga*, *Fuchsia, Oenothera*, *Ficus* etc.).

Innerhalb dieser beiden Grenzen gibt es eine Anzahl von Übergängen je nach der Qualität und Quantität des zwischen Wasserspalten und Gefässbündelenden liegenden Gewebes.

Der Vorgang der Tropfenausscheidung ist bei den sub 1 genannten Pflanzen ein sehr einfacher und klarer: Das Wasser

wird durch den Wurzeldruck in dem Holztheile der Gefässbündel emporgetrieben und gelangt, nachdem es durch die Endtracheiden hindurch filtrirt wurde, in die Wasserhöhlen und von hier, eine von Wasserdampf erfüllte Atmosphäre vorausgesetzt, in sichtbaren Tropfen an die Luft.

Eine derartige, einfache Druckfiltration kommt auch in allen jenen Fällen vor, wo zwischen Wasserspalten und Endtracheiden ein Gewebe liegt, das sich wenig oder gar nicht von dem übrigen Mesophyll unterscheidet (*Ribes alpinum*, *Hibbertia tetrandra* u. A.). Einige hierher gehörende Fälle werden im Folgenden des Näheren besprochen werden. Es liegt von vornherein kein Grund vor, diesem zwischen Wasserporen und Gefässbündelenden liegenden Parenchym eine besondere Bedeutung zuzuschreiben; die diesbezüglich angestellten Versuche lassen auch keinen Zweifel darüber aufkommen.

Anders ist es bei den Blättern mit einem scharf differenzirten Epithem, welchem gewiss eine Rolle im Haushalte der betreffenden Pflanzen zukommt. Dass es mit der liquiden Secretion in irgend einem Zusammenhange steht, ist nach der Lagerung desselben wohl zweifellos; es fragt sich nur, ob es eine active oder passive Aufgabe zu erfüllen hat und worin diese fragliche Aufgabe des Näheren besteht.

Von diesen Hydathoden[1] mit Epithem und Wasserspalten hat Haberlandt[2] eingehend die bei *Conocephalus ovatus*, *Ficus*- und *Fuchsia*-Arten vorkommenden mit besonderer Berücksichtigung des bisher räthselhaften Epithems untersucht. Er bepinselte die Wasserausscheidungsstellen der Blätter von *Conocephalus* und *Ficus* mit 0·1 procentiger alkoholischer Sublimatlösung und schloss aus dem Nichtausscheiden des Wassers an diesen vergifteten Stellen, ferner aus dem in den Epithemzellen nachgewiesenen Plasmakörper und den relativ grossen Zellkernen auf die active Betheiligung dieses Gewebes bei der Tropfenausscheidung; es functionirt als Wasserdrüse.

---

[1] Unter »Hydathoden« versteht Haberlandt (Sitzungsber. der kais. Akad. der Wissensch. zu Wien Bd., CIII, S. 494) sämmtliche Apparate und Stellen der Wasserausscheidung an den verschiedenen Pflanzenorganen, vor allen den Laubblättern.

[2] Sitzungsber. der kais. Akad. der Wissensch. Bd. CIV, S. 58 ff.

Bei *Fuchsia*[1] aber konnte weder Bepinselung mit alkoholischer Sublimatlösung und Jodalkohol, noch Einpressung von 5procentiger Kupfervitriollösung, desgleichen Chloroformirung, Kälte- und Wärmestarre das Austreten des Wassers in Tropfenform durch die Hydathoden der Blattzähne verhindern. Da aber auch die Zellen dieses Epithems einen Plasmakörper und relativ grosse Zellkerne haben, so ist Haberlandt der Ansicht, dass demselben auch hier eine active Thätigkeit zuzuschreiben ist, indem es höchst wahrscheinlich die Aufgabe haben soll, »durch seine secretorische Thätigkeit das Intercellularsystem, welches von den Tracheidenenden bis zur Wasserhöhle unter der Spaltöffnung reicht, behufs Abschlusses der trachealen Leitungsbahnen dauernd mit Wasser zu erfüllen«.[2] Die tropfbarflüssige Ausscheidung dagegen wird, wie nach den erwähnten Experimenten nicht anders zu erwarten ist, als blosse Druckfiltration erklärt, also gleich dem Vorgange der Ausscheidung bei Pflanzen ohne oder mit mangelhaft ausgebildetem Epithem.

Das Vorhandensein von relativ grossen Zellkernen und Plasmamassen in den Epithemzellen scheint mir für die Annahme einer Drüse nicht ausreichend zu sein, weil »Drüse« einerseits, »Zellkern« und »Plasma« anderseits keine Wechselbegriffe sind und das Urtheil »Drüsen haben grosse Zellkerne und reichlich Plasma« sich nicht rein umkehren lässt.

Aber angenommen, das Epithem bei *Fuchsia* sei thatsächlich eine Drüse, so zeigen die folgenden Untersuchungen, dass es auch Pflanzen gibt, bei denen die tropfbare Ausscheidung, wie bei *Fuchsia*, eine blosse Druckfiltration ist, deren scharf differenzirte Epitheme aber kleinere Zellkerne, als die des angrenzenden Mesophylls, und ein unbedeutendes Plasma besitzen, ein drüsiger Charakter dieses Gewebes also nicht zu erkennen ist. Daraus ist zu schliessen, dass zum Mindesten nicht alle Epitheme der Hydathoden Drüsen sind.

Das Ausbleiben der Wasserausscheidung bei älteren Blättern und häufig auch an einzelnen Zähnen jüngerer Blätter[3] kann deshalb kein Beweis für die Drüsennatur des Epithems

[1] Haberlandt, l. c. S. 79.

[2] Haberlandt, l. c. S. 86.

[3] Haberlandt, l. c. S. 76.

bei *Fuchsia* sein, weil genau dieselbe Erscheinung bei solchen Pflanzen zu beobachten ist, welche kein Epithem haben, z. B. bei *Cineraria rugosa*. Hier gehen die Tracheidenenden theilweise bis unmittelbar unter die Wasserspalten, beziehungsweise bis an die Wasserhöhlen derselben. — Während die jungen Blätter unter günstigen Umständen an den Spitzen der Blattkerben je einen grossen Tropfen zeigen und einen sehr zierlichen Anblick gewähren, ist bei älteren Blättern selbst unter den besten Bedingungen keine Spur einer Ausscheidung zu bemerken. Über die muthmasslichen Ursachen dieser auffallenden Erscheinung werde ich mich bei Besprechung der Hydathode von *Cineraria* äussern.

Über das Austreten von Tropfen an den Blattzähnen abgeschnittener *Fuchsia*-Zweige, welche im Wasser standen und mit einer Glasglocke bedeckt waren,[1] ist Folgendes bezüglich der activen Function des Epithems zu sagen:

Zweige mit Blättern, welche Drüsen haben, z. B. von *Prunus laurocerasus*, wo dieselben bekanntlich auf der Unterseite der Blattspreite in der Nähe der Basis unmittelbar an dem Hauptnerven vorkommen, oder von *Prunus avium* u. a., zeigen, auch wenn sie erst längere Zeit nach dem Abschneiden in Wasser gestellt worden sind, tagelang auch ohne jede Bedeckung und in trockener Luft Secretion dieser echten Drüsen. Bei *Fuchsia* jedoch konnte, wie Haberlandt[2] angibt, selbst in von Wasserdampf erfülltem Raume an den Blattzähnen nur sehr selten und sehr spärlich Wasserausscheidung beobachtet werden.[3] Alle von mir angestellten Versuche mit *Fuchsia*-Sprossen hatten einen negativen Erfolg. Dagegen gelang das Experiment mit einem unter Wasser abgeschnittenen Zweig von *Tropaeolum majus*, welcher, in Wasser stehend, unter eine innen mit Fliesspapier belegte Glasglocke gebracht worden war; dieselbe war unten mit Wasser abgesperrt. Nach 12 Stunden zeigten sich zwei ganz kleine Tröpfchen an dem Rande eines sehr jungen Blattes. Ganz abgesehen davon, dass die Tropfenausscheidung bei

[1] Haberlandt, l. c. S. 76.

[2] Haberlandt, l. c. S. 85.

[3] Nach Pfeffer (Pflanzenphysiologie 1881, S. 175) spricht schon dieser Umstand gegen eine ansehnliche Activität des Epithems.

Tropaeolum eine einfache Druckfiltration ist, wie ich weiter unten nachweisen werde, kann die beobachtete Secretion an dem abgeschnittenen *Tropaeolum*-Spross nicht nur nicht als Beweis für die Activität des Epithems herangezogen werden, sondern spricht geradezu dagegen, weil bei diesem Blatte kein scharf differenzirtes Epithem vorliegt: die Zellen unter den Wasserspalten sind kleiner, als die des angrenzenden Mesophylls, zu welchem ein allmäliger Übergang zu bemerken ist, und enthalten Chlorophyll, so dass sie in ihrer Gesammtheit keineswegs den Eindruck eines besonderen Gewebes machen. Von den Zellkernen dieses Epithems[1] gilt dasselbe, was oben von *Fuchsia* gesagt wurde. Zudem kann man Tropfenausscheidung an abgeschnittenen Sprossen, und zwar an den Stellen der normalen Secretion solcher Blätter beobachten, welche gar kein Epithem haben, so bei *Ribes aureum*, *Vitis vinifera*,[2] bei Gräsern etc.

Aus allen diesen angeführten Gründen lässt sich meiner Meinung nach noch nicht auf den Drüsencharakter des Epithems im Allgemeinen schliessen.

Ob ein scharf differencirtes oder ein nur schwach ausgebildetes oder gar kein Epithemgewebe vorhanden war, stets erwies sich in den folgenden, näher untersuchten Fällen der Vorgang der Tropfenausscheidung als eine blosse Druckfiltration, wie bei *Fuchsia*, ohne active Betheiligung irgend eines Gewebes. Wenn zwischen Wasserspalten und Endtracheiden der Gefässbündel ein aus mehr weniger zahlreichen kleinen Zellen bestehendes Gewebe liegt, das sehr kleine Intercellularräume aufweist, so ist schon dadurch an und für sich ein besserer Abschluss der trachealen Leitungsbahnen hergestellt, als bei Pflanzen ohne Epithem, ohne dass es nothwendig erscheint, diesem Gewebe noch eine active Thätigkeit zuzuschreiben. Solange die liquide Secretion stattfindet, sind natürlich auch die Intercellularen des Epithems mit Wasser erfüllt; dieses Wasser wird sich in diesen überaus engen Räumen auch dann noch ganz oder wenigstens theilweise erhalten, wenn die

---

[1] Haberlandt, l. c. S. 86.

[2] Vergleiche: Kraus, »Über Blutung aus parenchymatischen Geweben«. Bot. Ctbl. t. XXI, 1885. S. 217 und 245.

sichtbare Ausscheidung aus den Wasserspalten aufgehört hat und in den Wasserleitungsbahnen ein negativer Druck herrscht.

Dass das Epithemgewebe sich von dem übrigen Mesophyll mehr oder weniger unterscheidet und insbesondere durch seine Chlorophyllarmuth auffällt, lässt sich vielleicht ontogenetisch erklären. Es ist eine Thatsache, dass die Zellen des Epithems unter anderen Verhältnissen wachsen, als die übrigen Mesophyllzellen: während die Intercellularen dieser dem Gasaustausch dienen, ist in den Intercellularen des Epithems besonders in der frühesten Jugend des Blattes liquides Wasser, welches durch die noch vor den Luftspalten angelegten Wasserspalten austritt. Dieses ausgeschiedene Wasser ist bekanntlich niemals ganz rein, sondern enthält gewisse Beimengungen (Kalk- und Magnesiacarbonat u. a.) in geringerer oder grösserer Menge. Es erscheint mir denkbar, dass die unter solchen Umständen sich ausbildenden Zellen andere morphologische Eigenschaften aufweisen werden, als die vorherrschend der Assimilation oder der Stoffleitung dienenden Zellen.

Bei der folgenden Untersuchung der Hydathoden einiger Pflanzen habe ich zunächst die Frage zu beantworten gesucht, ob hier die liquide Secretion ein blosser Filtrationsvorgang sei oder nicht. Das Epithem der untersuchten Blätter ist entweder scharf abgesetzt gegenüber dem angrenzenden Gewebe (*Bryophyllum, Ranunculus auricomus* etc.) oder nur schwach ausgebildet.

Daran schliesst sich die Besprechung von bisher nicht näher untersuchten oder unbekannten Hydathoden einiger Pflanzen, welche mehr oder weniger ausgebildete Wasserspalten und kein Epithem besitzen (*Agapanthus umbellatus* L'Her., *Tradescantia viridis hortorum* u. a.). Dass sich auch manche Keimblätter wie jene Laubblätter verhalten, welchen ein schwach ausgebildetes Epithem zukommt, wurde durch einige Beispiele nachgewiesen.

In allen diesen untersuchten Fällen ist die liquide Ausscheidung eine blosse Druckfiltration, indem das Wasser an den Stellen des geringsten Widerstandes durch die Spalt-

öffnungen austritt. Selbst bei *Phaseolus multiflorus*, als dessen Hydathoden keulenförmige Trichome angesehen werden, dürfte die Tropfenausscheidung entweder allein oder gleichzeitig mit den Keulenhaaren durch Spaltöffnungen erfolgen, wie die angestellten Druckversuche zeigen.

Um den Ausscheidungsapparat, insbesondere das Epithemgewebe auf die eventuell vorhandene, active Thätigkeit zu prüfen, wurden die Secretionsstellen der Blätter durch Bepinselung mit 0·1% alkoholischer Sublimatlösung (1 *g* Sublimat in 1000 cm^3 96% Alkohol) oder mit Jodtinctur vergiftet und die betreffenden Pflanzen nach vollständiger Eintrocknung der angewandten Flüssigkeit unter eine mit Wasser abgesperrte Glasglocke gestellt. Zu demselben Zwecke wurde in abgeschnittene Zweige oder Blätter eine 5% Kupfervitriollösung mittelst Quecksilberdruck eingepresst. Zur luftdichten Verschliessung des betreffenden Objectes in dem mit einem Gummischlauch versehenen kürzeren Schenkel eines U-förmig gebogenen Glasrohres wurde Blumendraht und ein Gemisch von einem Gewichtstheil Colophonium mit zwei Gewichtstheilen Wachs[1] mit sehr gutem Erfolge angewendet. Der vollständige Verschluss bereitet bei Anwendung der genannten Mittel selbst bei zarteren Objecten niemals eine Schwierigkeit. Ist der Stengel oder Blattstiel nicht rund (z. B. bei *Phaseolus*), so macht man denselben vor dem Einführen in den Gummischlauch durch aufgelegtes Wachs stielrund. Zur Bedeckung des in dem kürzeren Rohrende befestigten Pflanzentheiles wurde eine Glasglocke verwendet, welche am offenen Rande einen kleinen Ausschnitt besitzt; dieser Ausschnitt hat den Zweck, das Glasrohr beim Bedecken mit der Glocke vor Druck und leicht eintretender Zertrümmerung zu bewahren. Ausserdem kann man auf diese Weise, wie bei ähnlichen, aber meist sehr kostspieligen Apparaten, den Quecksilberdruck beliebig erhöhen, ohne die übrigen Verhältnisse irgendwie zu stören, da das längere Rohr ausserhalb der Glasglocke sich befindet und durch ein Stativ vertical gehalten werden kann.

---

[1] Wiesner und Molisch, Untersuchungen über die Gasbewegung in der Pflanze. Diese Sitzungsber., Bd. XCVIII, Abth. I, S. 679.

II.

Bryophyllum calycinum Salisb.

Die liquide Secretion der Blätter dieser Crassulacee wurde bereits von Cramer beobachtet und von Berger[1] des Näheren untersucht. An dem Ende jeder Blattkerbe, und zwar auf der Unterseite derselben liegen bei erwachsenen Blättern auf dem Grunde einer kleinen Vertiefung einige Spaltöffnungen, ich zählte als Maximum 7, welche sich weder durch ihre im ausgebildeten Zustande noch deutlich erkennbare Entwicklung, noch durch ihre Grösse von den übrigen Stomaten unterscheiden. Die Schliesszellen, welche kein Schliessvermögen zeigen und von Stärkekörnern erfüllt sind, haben einen kleinen, runden Porus. Die durch die vorbereitenden Theilungen entstandenen, jene Stomaten begrenzenden Epidermiszellen sind kleiner als die der nächsten Umgebung, welche mehr weniger radial gestreckt und spaltöffnungsfrei sind. Unter den Wasserspalten liegt das Epithemgewebe; es nimmt im ausgewachsenen Blatte einen seitlich von Gefässbündelsträngen begrenzten, ungefähr dreieckigen Raum ein (Taf. I, Fig. 1) und besteht aus im Verhältniss zu den benachbarten Mesophyllzellen sehr kleinen, runden Zellen mit spärlichen Chlorophyllkörnern und kleinen Zellkernen, welche erst bei Anwendung von Tinctionsmitteln sichtbar werden (Fig. 4). In der Mitte des Epithems sieht man bisweilen einen grossen, verschieden gestalten Intercellularraum. Auch gegen die Blattoberseite zu ist das Epithem von den zwei bis drei Schichten darüber lagernden Parenchymzellen scharf abgesetzt (Taf. I, Fig. 4). Die angrenzenden Gefässbündel gehören, wie aus der Fig. 1 zu ersehen ist, drei grösseren Stämmen an, zu denen kleinere Zweige stossen; *a* und *b* sind Zweige der grossen Randbündel *c* und *d* und schliessen durch ihr Zusammentreffen den Epithemraum bogenförmig nach aussen hin ab.

Zahlreiche Tracheiden gehen von diesen Strängen aus und durchsetzen radienartig das Epithemgewebe.

---

[1] Berger H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Bryophyllum calycinum*, Zürich 1877.

Bei ganz jungen Blättern (von 5—10 *mm* Länge) sieht man in den Blattkerben drei Gefässbündel sich vereinigen, von denen zwei seitliche Äste mit zahlreichen Endtracheiden und ebenso dem mittleren Stamme entsprechend einzelne Tracheiden gegen die Spitze der Blattkerbe gerichtet sind, wo 3—4 Wasserspalten liegen (Taf. I, Fig. 3). Erst später vereinigen sich die beiden seitlichen Stämme und schliessen das Epithem, wie bereits oben angegeben wurde, gegen den Blattrand hin vollständig ab.

Bringt man ein *Bryophyllum* in einen von Wasserdampf erfüllten Raum, so zeigen sich bereits nach kurzer Zeit Tropfen auf der Unterseite der Blattkerben. Um das Epithemgewebe auf seine eventuell vorhandene active Bedeutung für die Tropfenausscheidung zu prüfen, bepinselte ich die Blattkerben je eines Randes einiger mittelgrosser Blätter auf der Unterseite mit 0·1% alkoholischer Sublimatlösung, die anderen Ränder blieben zur Controle intact. Die ganze Pflanze kam, nachdem die bepinselten Stellen vollständig trocken waren, unter eine unten mit Wasser abgesperrte Glasglocke. Nach 12 Stunden zeigten die vergifteten, wie die intacten Blattkerben an der Stelle der Wasserspalten je einen grossen Wassertropfen.

Um die Ausscheidung bei künstlichem Drucke an Stelle des Wurzeldruckes zu prüfen, wurde zunächst destillirtes Wasser in ein Blatt eingepresst. (Hier, wie bei allen folgenden Druckversuchen steht der verwendete Pflanzentheil stets unter einer Glasglocke in mit Wasserdampf erfülltem Raume.) Schon bei einem Drucke von 10 *cm* Quecksilberhöhe gelangte das Wasser nach wenigen Secunden durch den Blattstiel in die Lamina, wie ich mit blossem Auge beobachten konnte: dieselbe hellte sich von der Basis angefangen allmälig auf, und da das vertical stehende Blatt seine Fläche dem Lichte zukehrte, konnte das rapide Fortschreiten des Wassers leicht verfolgt werden. Bald zeigten sich, hie und da auf beiden Blattflächen zerstreut, vereinzelte grosse Tropfen, welche wahrscheinlich durch verletzte Stellen ausgetreten waren, ebenso an den Stellen der Wasserspalten, doch nicht auf allen Blattkerben. Nach Verlauf von 3 Stunden war das ganze Blatt mit Ausnahme eines kleinen centralen Theiles an dem Hauptnerven vollständig injicirt. Dass

die eingepresste Flüssigkeit sich nicht nur im Holztheile der Gefässbündel, dem normalen Wasserwege, sondern auch — und wahrscheinlich vorherrschend und weit rascher als in den Bündeln — in den Intercellularen des Blattparenchyms bewegte, davon zeigen die folgenden Experimente:

Druckversuch mit einer 5% Tanninlösung; nach 3 Stunden zeigte sich die Ausscheidung in analoger Weise, wie bei Anwendung reinen Wassers. Die mikroskopische Untersuchung ergab, dass sich diese Lösung nicht nur in dem Holztheile des grossen, centralen, im Querschnitt bogenförmigen Gefässbündels des Blattstieles bewegte, sondern auch in den vielen kleinen Gefässbündeln um den centralen Strang und in den Intercellularen des Grundgewebes. Ebenso zeigten sich alle Intercellularen der Spreite, auch die Athemhöhlen der Luftspalten vollständig infiltrirt.[1]

Einpressung von 5procentiger Kupfervitriollösung in einen Spross mit 5 Blättern. Quecksilberhöhe = 13 *cm*. Bei den älteren, wie bei den jüngeren Blättern traten auf einigen Blattkerben, nicht auf allen, an den Stellen der normalen Wassersecretion Tropfen aus, welche als Kupfervitriol nachgewiesen wurden (Streifen von Filtrirpapier mit 4procentiger Ferrocyankaliumlösung getränkt färben sich, mit den ausgetretenen Tropfen in Berührung gebracht, kupferroth).

Demnach ist die liquide Secretion bei *Bryophyllum calycinum* ein blosser Filtrationsprocess ohne active Betheiligung des reichlich vorhandenen Epithems.

Ich erwähne noch die unter günstigen Umständen in sehr schöner Weise sich zeigende Tropfenausscheidung bei *Bryo-*

---

[1] Ähnliche Verhältnisse zeigen ältere und jüngere Blätter von *Primula sinensis* Lindl.: Schon nach wenigen Minuten werden die Intercellularen des Blattes bei einem Drucke von 10 *cm* Quecksilberhöhe injicirt, ohne dass die eingepresste Flüssigkeit durch die Hydathoden der Blattzähne austritt. Die angewendete Flüssigkeit (dest. Wasser, Tanninlösung, Kupfervitriollösung) bewegt sich nicht nur im Holztheile der Gefässbündel, sondern auch in den relativ grossen Intercellularen des Grundparenchyms des Blattstieles. Der Durchmesser dieser Intercellularen betrug bei einem jungen Blatte 0·1—0·15 *mm*. Vergleiche auch »Moll, Über Tropfenausscheidung und Injection bei Blättern.« Bot. Zeitung, 1880.

phyllum proliferum, indem dadurch, dass die Ränder der einzelnen Fiederlappen etwas nach aufwärts gekrümmt sind, die Ausscheidungsstellen, wie bei *Br. calycinum* gelagert und gebaut, dem Auge leicht sichtbar sind. Auch hier konnte durch Vergiftung der Secretionsstellen (Bepinselung mit alkoholischer Sublimatlösung und Einpressung von Kupfervitriollösung) die Ausscheidung nicht gehindert werden.

Es wurde bei dieser Species auch bisweilen die Beobachtung gemacht, dass bei intacten Pflanzen unter der Glasglocke anstatt auf der Unterseite, ein Wassertropfen auf der Oberseite des Blattrandes genau über dem Epithem sichtbar war. Ob hier die Ausscheidung durch Spaltöffnungen oder auf andere Weise stattfand, konnte nicht eruirt werden.

Aucuba japonica Thbg.

Die länglich-ovalen oder breit-lancettlichen Blätter dieser bekannten Zierpflanze sind mehr weniger deutlich gezähnt; in jeden Zahn mündet ein starkes Gefässbündel, mit welchem seitlich je ein kleineres mit dem ersteren durch Anastomosen verbundenes Bündel sich vereinigt. Das Ende dieser Gefässbündelvereinigung ist flach pinselartig ausgebreitet. Jede Zahnspitze zeigt auf der Blattoberseite eine längliche, erhabene, gelblichweisse Stelle, den Sitz von 20—30 Wasserspalten, von denen einige auch auf der äussersten Spitze vorkommen. Es sind dies die einzigen Spaltöffnungen der Oberseite; sie sind etwas grösser als die Luftspalten der Unterseite (Wasserspalten = 49 : 41, Eisodialöffnung = 20 : 13; — Luftspalten = 32 : 26, Eisodialöffnung = 16 : 8), ihre Verschlussvorrichtungen nur schwach angedeutet, die Centralspalte eng, die Eisodialöffnung weit und öfters mit einer schwarzen, körnigen Substanz angefüllt. Unter der Region der Wasserspalten liegt ein relativ mächtiges Epithem, das aus verhältnissmässig grossen, gebuchteten Zellen mit deutlichen Intercellularen besteht. Chlorophyll fehlt oder ist nur in geringer Menge vorhanden; die Zellkerne, welche bei Anwendung von Methylgrün-Essigsäure sichtbar wurden, sind ebenso gross, wie die des übrigen Mesophylls.

So oft durch künstlichen Druck destillirtes Wasser in einen Zweig eingepresst wurde, zeigte sich die Ausscheidung wohl an allen Blättern, aber niemals an allen Zähnen eines Blattes; einige blieben selbst bei gesteigertem Drucke (bis zu 35 *cm* Quecksilberhöhe) trocken. Um die Ursache dieser Erscheinung kennen zu lernen, wurde eine 5procentige Tanninlösung in einen Zweig mit 6 Blättern eingepresst, von denen das grösste 7 *cm* lang war. Schon nach 2 Stunden zeigten sich bei einem Drucke von 15 *cm* Quecksilberhöhe auf der Mehrzahl der Blattzähne an den Stellen der Wasserspalten deutliche Tropfen, welche sich unter Anwendung eines mit Eisenchlorid getränkten Streifens von Filtrirpapier als Tanninlösung nachweisen liessen. Die nicht ausscheidenden Zähne befanden sich an verschiedenen Stellen der Blätter, bald näher der Basis, bald näher der Spitze. Die Tanninlösung bewegte sich, wie leicht zu erkennen war, in dem Holztheile der Gefässbündel durch alle Adern der Blätter und bei vorhandener Ausscheidung durch die Intercellularen des Epithems und die Wasserspalten nach aussen. Bei nicht erfolgter Secretion war das Epithem verschieden beschaffen: die Intercellularen desselben waren entweder ganz oder theilweise, oder auch gar nicht mit der eingepressten Lösung erfüllt; im letzteren Falle konnte das Tannin bis in die Endtracheiden verfolgt werden. Die Wasserspalten auf den ausscheidenden Zähnen waren grösstentheils geöffnet und frei von der oben erwähnten russigen Masse, welche nur hie und da eine Eisodialöffnung erfüllte; dagegen zeigten die Wasserspalten auf den nicht secernirenden Zähnen insgesammt oder grösstentheils eine geschlossene Centralspalte, bisweilen sogar vollständig geschlossene Eisodialöffnung oder eine Verstopfung derselben. Es scheint somit die Ursache des Ausbleibens der Wasserausscheidung an manchen Blattzähnen dieser Pflanze in der Beschaffenheit der Wasserspalten zu liegen.

Um diese Erscheinung des Näheren zu prüfen und eine eventuelle active Thätigkeit des Epithems zu eruiren, wurde folgendes Experiment gemacht:

Von drei Blättern eines frischen Zweiges wurden die Wasserspalten der Zähne je eines Blattrandes durch einen Flächenschnitt vorsichtig abgeschnitten, was ohne Schwierig-

keit gelingt, hierauf alle Zähne dieser drei Blätter, die verletzten wie die unverletzten, durch Bepinselung mit 0·1% Alkoholsublimat vergiftet. Von den übrigen vier Blättern wurden zwei vollständig intact gelassen, bei den beiden anderen die Wasserspaltenregionen, d. h. die betreffenden Epidermisstücke, durch Schnitte entfernt. Bei Anwendung eines Quecksilberdruckes von 16 *cm* Höhe zeigten sich die Tropfen des eingepressten destillirten Wassers bereits nach einer halben Stunde an allen jenen Blattzähnen, denen die Wasserspalten fehlten; erst nach Verlauf einer weiteren halben Stunde trat die Ausscheidung auch auf den nicht durch das Messer verletzten vergifteten und nicht vergifteten Zähnen ein, doch nicht bei allen; so zeigte das eine intacte Blatt nur an einem Rande die Secretion, an anderen Blättern wechselten ausscheidende und nicht ausscheidende Zähne ab. Die mikroskopische Untersuchung dieser ergab dasselbe Resultat wie oben. Die Austrittsstellen des Wassers, die Wasserspalten, können bei dieser Pflanze entweder offen oder geschlossen, theilweise auch verstopft sein. Eine Tödtung derselben durch Sublimat hindert die Ausscheidung nicht; eine Entfernung derselben begünstigt die Ausscheidung. Da das Epithem selbst nach erfolgter Vergiftung die Tropfenausscheidung nicht hindert, so kann es hier keine active Rolle spielen. Dies beweist auch die Einpressung einer 5procentigen Kupfervitriollösung in einen frischen Zweig: bei 15 *cm* Quecksilberhöhe zeigten die Blattzähne nach einer halben Stunde Tropfen der verwendeten Flüssigkeit.

Benthamia fragifera Ldl.,

auch zu den *Corneae* gehörig, hat ganzrandige Blätter. Bei Anwendung künstlichen Druckes erscheinen hie und da an den Rändern Tropfen, welche durch Wasserspalten austreten. Ein Epithem konnte nicht nachgewiesen werden. Bei Anwendung einer Tanninlösung kann man sich leicht überzeugen, dass die eingepresste Flüssigkeit sich nicht nur im Holztheile des Gefässbündels des Stengels, sondern auch in den Intercellularen des Mark- und Rindenparenchyms aufwärts bewegt und dass alle Intercellularen des Blattmesophylls injicirt werden. Eine besonders starke Leitungsbahn stellt der in unmittelbarer Nähe

des Blattrandes verlaufende Strang dar, der aus einem kleinen Bast- und Holztheile besteht; an letzteren schliesst sich seitlich eine Gruppe von Tracheïden (oder Tracheen?) an, welche sehr verdickte Spiralbänder besitzen (Taf. II, Fig. 14). In diesen Tracheiden, welche im Blattquerschnitt wie Sklerenchymfasern aussehen, bewegt sich ein relativ mächtiger Strom der eingepressten Flüssigkeit. Wie die Verbindung desselben mit den randständigen Wasserspalten hergestellt ist, wurde nicht näher untersucht. Wahrscheinlich grenzen die Seitenwände dieser Spiraltracheiden direct an die Wasserhöhlen der Spaltöffnungen, ein Verhältniss, wie es bei der später zu besprechenden *Tradescantia viridis* (*hortorum*) nachgewiesen wurde (Taf. II, Fig. 15).

Ranunculus auricomus L.

Sowohl die rundlichen, grundständigen, als auch die schmalen Lappen der stengelständigen Blätter zeigen unter günstigen Umständen im Freien liquide Secretion. Der Ort der Ausscheidung an den Enden der Zähne und Lappen erscheint hier (wie bei sehr vielen *Ranunculus*-Arten[1]) als gelblichbrauner oder weisslicher Fleck, welcher 6—8 grosse, runde, bei ausgewachsenen Blättern starre Wasserspalten mit weit geöffnetem Porus trägt. Unter denselben liegt ein ziemlich scharf von dem übrigen Mesophyll sich abhebendes Epithem (Taf. II, Fig. 13), dessen zahlreiche, kleine, sehr schwach chlorophyllhaltige Zellen rundlich oder schwach gebuchtet sind und sehr kleine, aber deutlich erkennbare, dreieckige oder viereckige Intercellularen zeigen. Bei Anwendung von Tinctionsmitteln wurden in manchen Epithemzellen, nicht in allen, Zellkerne von normaler Grösse sichtbar. In einen Spross mit mehreren sitzenden Blättern wurde eine 5procentige Kupfervitriollösung eingepresst; Quecksilberhöhe = 13 *cm*; schon nach einer Viertelstunde zeigten sich an den Enden der Blattlappen kleine Tropfen der verwendeten Flüssigkeit; nach einer

[1] Nestler, Der anatomische Bau der Laubblätter der Gattung *Ranunculus* Nova acta Bd. LXIII, Nr. 2, S. 296.

halben Stunde vom Beginne des Versuches an trat durch die Wasserspalten aller Blätter die Kupfervitriollösung aus.

Andere Vergiftungen des Epithems durch Bepinselung der Secretionsstellen mit 0·1 und 1% alkoholischer Sublimatlösung, ferner mit Jodalkohol wurden an im Freien stehenden Pflanzen vorgenommen, über welche nach vollständiger Eintrocknung der angewandten Flüssigkeit eine Glasglocke gestülpt wurde. Die Ausscheidung zeigte sich zu derselben Zeit und in derselben Stärke, wie bei den intacten Blättern.

Oenothera biennis L.

Der ganze Wasserausscheidungsapparat mit seinem compacten Epithemgewebe und je einer grossen Wasserspalte auf jedem Blattzahne wurde von Volkens[1] genau beschrieben, Experimente und Resultate wie bei *Ranunculus auricomus*. Die Kupfervitriollösung trat bei 10 *cm* Quecksilberhöhe bereits nach einer Viertelstunde aus den Zähnen des angewandten Blattes aus.

Tropaeolum majus L.

Die seit Mettenius[2] und De Bary[3] bekannten Ausscheidungsstellen dieser Blätter besitzen zwischen den Wasserspalten und den letzten Tracheiden ein kleinzelliges, chlorophyllhaltiges Gewebe, das allmälig aus den grösseren Mesophyllzellen hervorgeht und von deutlichen Intercellularen durchsetzt ist.

Fünf Blätter einer kräftig wachsenden Pflanze wurden an den Secretionsstellen durch Bepinselung mit 0·1% alkoholischer Sublimatlösung vergiftet. Schon nach 2 Stunden trat unter der Glasglocke an den vergifteten, wie an den intacten Blättern die Tropfenausscheidung ein. Sogar eine Vergiftung durch 1% Sublimatlösung, durch welche die betreffenden Stellen gelblich-

---

[1] Über Wasserausscheidung in liquider Form an den Blättern höherer Pflanzen. Jahrbuch des bot. Gartens, II, S. 195.

[2] Filices horti Lipsiensis, S. 8—10.

[3] De Bary, Vergl. Anat. S. 391

braun wurden, vermochte die liquide Secretion nicht zu hindern.

Ein weiterer Beweis für die nichtactive Betheiligung dieses Epithems an der liquiden Secretion ist folgender Druckversuch: In ein ausgewachsenes, frisch abgeschnittenes Blatt von 7 *cm* Spreitendurchmesser, dessen Stiel 10 *cm* lang war, wurde eine 5% Kupfervitriollösung eingepresst; Quecksilberhöhe bei Beginn des Druckes = 10 *cm*. Schon in der überraschend kurzen Zeit von 7 Minuten nach Einleitung des Experimentes zeigten sich an allen Enden der Gefässbündelbahnen kleine Tropfen, welche schon durch ihre Farbe, deutlicher bei Anwendung von Ferrocyankalium, sich als Kupfervitriollösung erwiesen.

Mimulus moschatus L.

Auf den äussersten Spitzen der Blattzähne liegt je eine sehr grosse Wasserspalte mit weitgeöffnetem Porus und relativ grosser Wasserhöhle. Die Zellen des chlorophyllarmen Epithems sind zwischen und über den letzten Tracheiden des pinselförmigen Endes der vereinigten Gefässbündel mehr weniger in die Länge gestreckt, an der Wasserhöhle rundlich gestaltet; man sieht in denselben bisweilen auch ohne Tinctionsmittel grosse Zellkerne (Taf. I, Fig. 5).

Die wässerige Ausscheidung an den Spitzen der Blattzähne geht in grossen Tropfen vor sich. Ausserdem bemerkt man auf beiden Blattseiten eine grosse Anzahl kleiner Tröpfchen, welche von langgestielten Drüsenhaaren abgesondert werden. Im Sommer werden durch dieses klebrige Secret öfters kleine Insecten festgehalten. Neben diesen langen, secernirenden Trichomen kommen noch kleine Haare vor, deren vierzelliges Köpfchen von einem einzelligen, kurzen Stiel getragen wird. Ob dieselben ebenfalls jene klebrigen Tropfen secerniren oder eine andere Function haben, wurde nicht untersucht.

Bepinselt man die Spitzen der Blattzähne mit 0·1% alkoholischer Sublimatlösung, so werden dieselben bräunlich gefärbt, zeigen aber in von Wasserdampf erfülltem Raume schon nach kurzer Zeit wieder grosse Wassertropfen. — Ein beblätterter Zweig einer intacten Topfpflanze wurde einen

Moment in jene Sublimatlösung getaucht, worauf die ganze Pflanze nach vollständiger Verdunstung der anhaftenden Flüssigkeit unter eine Glasglocke gestellt wurde. Auch an den Blättern dieses so vergifteten Zweiges fand liquide Secretion in gleicher Stärke wie bei den unverletzten Blättern statt; die Drüsenhaare dagegen secernirten nicht mehr.

Chelidonium majus L.

Die Enden der stumpfen Blattzähne oder Lappen sind nach unten umgeschlagen und haben auf diesem Theile, also auf der morphologischen Oberseite des Zahnes 3—5 durch ihre Grösse auffallende Wasserspalten. Unter denselben liegt das verbreiterte Ende dreier hier zusammenstossender Gefässbündel und einige wenige chlorophyllfreie mit kleinen Intercellularen versehene Zellen als ein schwach ausgebildetes Epithem, welches einen allmäligen Übergang zu dem lacunösen Schwammparenchym aufweist. Vergiftung der Ausscheidungsstellen junger und alter Blätter durch Sublimat, während die sonst intacte Pflanze unter einem Glassturze steht, hindert die Secretion nicht. Die Bepinselung mit Sublimat muss sehr vorsichtig vorgenommen werden, da sonst sehr leicht ein grösserer Theil des Blattes vollständig vernichtet wird. In diesem Falle findet keine Ausscheidung statt.

Hibbertia tetrandra.

Diese zu den Dilleniaceen gehörige Pflanze zeigt unter günstigen Umständen, und zwar auf der morphologischen Oberseite der Blattzähne sehr zierliche Wassersecretion. Auf je einem Zahne liegen 5—6 Wasserspalten und unter denselben ein schwach ausgebildetes, schwammparenchymartiges, fast chlorophyllloses Epithem mit deutlichen Intercellularen.

Bepinselung der Zähne mit Sublimat oder Jod-Alkohol hindert die liquide Secretion nicht.

Cyclamen hederifolium G.

Epithem an den Enden der kleinen Blattzähne unterhalb einiger Wasserspalten gering ausgebildet, doch von den grösseren, dickwandigeren Zellen des angrenzenden Mesophylls

deutlich unterscheidbar. Vergiftung des ganzen Randes junger Blätter durch Sublimat: Ausscheidung genau so stark, wie bei intacten Blättern derselben Pflanze. Die Cyclamenblätter gehören zu jenen, welche sowohl bei vorhandenem Wurzeldruck in von Wasserdampf erfülltem Raume, als auch bei Anwendung künstlichen Druckes (10—15 *cm* Quecksilberhöhe) eine vollständige Injicirung der Intercellularen der Spreite zeigen. Presst man eine schwache Tanninlösung in ein Blatt, so kann man sich leicht davon überzeugen, dass dieselbe nicht nur im Holztheile der Gefässbündel, sondern auch in den Intercellularen des Grundgewebes des Blattstieles emporsteigt und in die Intercellularen der Spreite gelangt.

Aquilegia vulgaris L.

Ausscheidung an den Enden der Blattkerben am Grunde der seichten medianen Einkerbung, wo drei grössere und zwei kleinere Gefässbündel sich vereinigen und ihre letzten Tracheiden ausbreiten. Am Grunde der genannten Einbuchtung liegen einige wenige (3—5) Wasserspalten von runder Gestalt mit kleinem runden Porus. Die Epithemzellen sind länglich gestreckt, seitlich gewellt, gegen die Wasserspalten zu mehr rundlich mit kleinen Ausbuchtungen; ihre Zellkerne sind ebenso gross oder kleiner, als die der übrigen Mesophyllzellen. Die Epidermiszellen rings um die Ausscheidungsstelle und die vorderen Epithemzellen sind mit Anthokyan erfüllt.

Einpressung von 5procentiger Kupfervitriollösung; Quecksilberhöhe = 12 *cm*: Ausscheidung schon nach einer halben Stunde.

Eranthis hiemalis Salisb.

Auf den Spitzen der 3—7theiligen grundständigen Blätter, aber noch auf der morphologischen Oberseite, 2—3 runde Wasserspalten mit weit geöffnetem Porus. Es vereinigen sich hier drei Gefässbündel und senden ihre letzten Tracheiden in die Spitze. Epithem schwach ausgebildet, aus gebuchteten schwammparenchymartigen Zellen bestehend, welche relativ grosse Zellkerne erkennen lassen.

Einpressung von 5procentiger Kupfervitriollösung; Quecksilberhöhe = 10 *cm*; Ausscheidung nach 1 Stunde.

Dass manche Keimblätter bezüglich des Baues und der Function der Hydathoden sich analog den Laubblättern verhalten, zeigen die folgenden Untersuchungen.

Helianthus annuus L.

Am äussersten vorderen Rande der Keimblätter befindet sich eine grössere Anzahl von typischen Wasserspalten und unter denselben ein kleinzelliges, allmälig aus den grösseren Mesophyllzellen hervorgehendes Epithem, zwischen dessen Elementen die letzten Tracheiden der hier vereinigten drei Gefässbündel liegen. Das Epithem besteht nur aus wenigen Lagen runder, mit deutlichen Intercellularen versehenen Zellen. Vergiftung der Secretionsstelle hindert die Ausscheidung nicht. Ebenso verhalten sich die Cotyledonen von *Bryonia alba* L., welche am vorderen, schwach gebuchteten Rande secerniren. (Taf. I, Fig. 6.)

Eschscholtzia californica Cham.

Starke Ausscheidung an den Spitzen der zweispaltigen Keimlappen, wo je drei Gefässbündel sich zu einem kurzen, dicken Stamme vereinigen, welcher ohne Ausbreitung seiner Elemente 0·1 *mm* vor der Spitze endigt. Hier liegen 2—3 grosse Wasserspalten; zwischen denselben und dem Bündelende ein lockeres Mesophyll, eine Art Epithem. Sublimatvergiftung hindert die Secretion nicht.

Ricinus communis L.

An dem Rande der Cotyledonen auf der morphologischen Oberseite derselben findet unter günstigen Umständen eine reiche Wasserausscheidung durch Druckfiltration statt. Die hier sich befindlichen Wasserspalten (Taf. I, Fig. 8) sind nicht grösser als die Luftspalten, aber kreisrund oder breiter als lang und von einer relativ grossen Anzahl von Epidermiszellen umgeben. Da die Zahl und Anordnung der Tracheiden am Ende des Hauptnerven ebenso beschaffen ist, wie an dem der Seitennerven, welche freie Bündelenden gegen den Rand senden, so

ist die gleichmässige Ausscheidung an dem ganzen Blattrande erklärlich; es ist an keiner Stelle eine besondere Anhäufung von Tracheidenenden wahrzunehmen.[1]

Cineraria rugosa (hortorum).

Die liquide Secretion an den Blättern dieser Pflanze kommt unter günstigen Umständen sehr stark und in sehr zierlicher Weise zum Ausdruck. Auch bei einer Temperatur von nur 3—5° C. konnten viele Wochen hindurch in den Morgenstunden wenigstens an den jüngsten Blättern stets grosse Tropfen beobachtet werden. Auf den Spitzen der grossen Blattkerben liegen bis zu sechs grosse weitgeöffnete Wasserspalten, deren Schliesszellen einen reichen Chlorophyllgehalt haben; es sind dies die einzigen Stomata der Blattoberseite. Auch auf den kleinen Spitzen am Rande des Blattes zwischen den grossen Kerben kommen einige wenige Wasserspalten vor, durch welche aber seltener eine liquide Secretion stattfindet. Die Epidermiszellen in der Region der Wasserspalten zeigen nebst einer cuticularen Längsstreifung noch eine eigenthümliche Streifung der Aussenmembran normal zu den Seitenwänden. In jedem Zahne stossen drei starke Gefässbündel zusammen, deren Tracheidenenden fast bis zu den Wasserspalten reichen: sie sind von denselben in den meisten Fällen durch 2—3 Lagen mehr weniger runder, schwach chlorophyllführender Zellen mit drei- oder viereckigen Intercellularen getrennt; ein Epithem ist somit nicht vorhanden. Bei den kleinen Zähnen grenzen die Enden der Tracheiden oft bis an die Athemhöhle einer Wasserspalte.

Bringt man eine gut beblätterte, intacte Pflanze in einen von Wasserdampf erfüllten Raum, so tritt nach einer gewissen Zeit die Ausscheidung zunächst bei den jüngsten Blättern ein;

[1] Auf der Ober- und Unterseite der Cotyledonen sieht man zwischen den kleinen Epidermiszellen grössere Zellen, welche entweder mit einem körnigen Inhalt oder scheinbar mit Anthokyan erfüllt sind. Lässt man auf diese rothen Zellen Kalilauge einwirken, so schiessen nach dem Verschwinden der rothen Farbe augenblicklich eigenthümliche Krystalle zu einer Form zusammen, welche am besten mit einer Feuerwerkssonne vergleichbar ist. Dieselben sind unlöslich in conc. Alkohol, Salzsäure; dagegen löslich in Wasser.

allmälig zeigen auch die tiefer stehenden deutliche Wassertropfen; die ältesten Blätter aber scheiden selbst unter den günstigsten Bedingungen nicht aus, eine auffallende Erscheinung, die auch bei anderen Pflanzen beobachtet wurde. Presst man unter Anwendung künstlichen Druckes in einen gut beblätterten Zweig eine verdünnte Tanninlösung, so zeigt die anatomische Untersuchung, dass auch bei den ältesten Blättern, welche selbst unter den günstigsten Umständen keine liquide Secretion erkennen liessen, die Flüssigkeit bis in die Tracheidenenden gelangt war. Da die Wasserspalten wenigstens zum Theil vollständig geöffnet sind, den Austritt der angewandten Lösung also nicht hindern, so scheint das Nichtausscheiden der älteren Blätter auf irgend einer Verstopfung der Tracheidenenden zu beruhen; aber selbst eine genaue Untersuchung derselben ergab keinen näheren Grund. Schneidet man die Spitzen der Zähne derartiger unter günstigen Verhältnissen nicht mehr secernirenden Blätter auf eine Länge von 2—3 *mm* ab, um das unbekannte Hinderniss der Ausscheidung zu beseitigen, so gelingt es oft, aber keineswegs immer, die Secretion herzustellen. Das aber steht fest, dass man das Nichtausscheiden älterer Blätter nicht als Beweis für die Activität des Epithems anführen kann, da genau dieselbe Erscheinung bei Pflanzen vorkommt, welche gar kein Epithem haben.

Tradescantia viridis (hortorum).

Die Blätter dieser monocotylen Pflanze, bei welcher meines Wissens bisher liquide Secretion nicht beobachtet worden ist, zeigen unter günstigen Bedingungen — unter der Glasglocke oder auch in einem wasserdampfreichen Treibhause — auf der morphologischen Oberseite, und zwar in unmittelbarer Nähe des Randes in mehr weniger gleichen Abständen grosse, in einer Reihe stehende Wassertropfen.

Der äusserste Rand trägt kleine, conische Trichome, welche aus je einer etwas über die Epidermis emporragenden Basalzelle und einer daraufsitzenden, kurzen, spitz zulaufenden Zelle bestehen; beide zeigen je einen deutlichen Zellkern. Sie sind in zwei Reihen vorhanden, von denen die eine näher der Oberseite, die andere näher der Unterseite des Blattes verläuft. Dass

dieselben nicht die Organe der Secretion sind, geht schon aus der makroskopischen Betrachtung der Tropfen hervor, welche, wie gesagt, stets auf der Oberseite des Blattes ausgeschieden werden. Hier, also in unmittelbarer Nähe des Randes, liegt eine Reihe von Spaltöffnungen, es sind die einzigen der Oberseite, und zwar in Abständen von 0·2—0·4 *mm* angeordnet. Bezüglich der Entwickelung zeigen dieselben keine Unterschiede zu den Luftspalten der Blattunterseite, dagegen im Bau und in der Lage; in der Flächenansicht erscheinen sie rund mit kleiner Eisodialöffnung (Taf. II, Fig. 16); während die Luftspalten in gleichem Niveau mit der Epidermis liegen, sind die Wasserspalten tief eingesenkt (Taf. II, Fig. 15), so dass eine äussere Wasserhöhle gebildet wird.

Das Organ, von welchem diese Wasserspalten das Wasser erhalten, ist ein aus Spiraltracheiden bestehender unter jener Spaltöffnungsreihe befindlicher Randstrang, welcher 0·16 *mm* vom äussersten Rande verläuft. (Taf. II, Fig. 15.)

Die Spaltöffnungen liegen genau über diesem Strang, seltener um ein Minimum seitlich von demselben und zwar gegen das Innere der Blattfläche zu. Bemerkenswerth ist ferner die Thatsache, dass auf der Blattunterseite, dort, wo der Randstrang verläuft, keine Spaltöffnungen liegen, eine Erscheinung, die auch bei vielen anderen Pflanzen beobachtet werden kann, deren Wasserspalten die einzigen Stomata der Oberseite sind.[1]

Agapanthus umbellatus L'Her.

Joly[2] hat bereits die Tropfenausscheidung an den Blattspitzen dieser monocotylen Pflanze erwähnt. Ich beobachtete dieselben durch viele Tage an einem Exemplar, welches ohne Bedeckung an einem nach Süden gelegenen Fenster eines Arbeitszimmers des Institutes in einer sehr trockenen Luft stand, und zwar bei einer Temperatur von 15°—19° C., also unter Umständen, welche bekanntlich einer liquiden Wasser-

---

[1] Nestler, Kritische Untersuchungen über die sogenannten Wasserspalten. Nova acta, Bd. LXIV, Nr. 3, S. 147.

[2] Mém. de l'acad. des sciences de Toulouse, 7. s., t. VIII, p. 414. (Cit. nach Burgerstein, Materialien zu einer Monographie, betreffend die Erscheinungen der Transpiration der Pflanzen; S. 92.

secretion sehr ungünstig sind.[1] Die Erscheinung fand den ganzen Tag hindurch statt. Es zeigt sich je ein grosser Tropfen am Ende jedes Blattes, auch der vollständig ausgewachsenen, entweder auf der Oberseite oder auf der Unterseite, bald näher, bald entfernter von der Spitze oder am Blattrande. Tupft man die Tropfen mit Fliesspapier ab, so erscheinen sie in einigen Secunden wieder an denselben Stellen.

Die Epidermis an der Secretionsstelle zeigt keinen besonderen Bau; es befinden sich auf der Ober- und Unterseite der Blattspitze einige zerstreut liegende Spaltöffnungen, welche sich nur durch die etwas grössere Eisodialöffnung von den übrigen Stomaten unterscheiden. Unter Einwirkung von 10procentiger Chlornatriumlösung schliesst sich die Centralspalte vollständig. Die parallel verlaufenden Gefässbündelstränge vereinigen sich allmälig an der Blattspitze, indem sie in seichtem Bogen ineinander übergehen.

Das einzige freie Gefässbündelende, bestehend aus wenigen (bei den untersuchten Blattspitzen schliesslich nur aus zwei) kurzen Tracheiden (Taf. I, Fig. 7), ist von der äussersten Spitze des Blattes durchschnittlich noch 0·15 *mm* entfernt; dasselbe ist von chlorophyllhaltigen Zellen umgeben, zwischen denen deutliche Intercellularräume sichtbar sind; bisweilen grenzen die letzten Tracheiden direct an einen Intercellularraum.

Der einfache Vorgang der Ausscheidung ist der, dass das Wasser in Folge des Wurzeldruckes durch die Endtracheiden in jene Intercellularräume und von da je nach dem leichteren Zusammenhange derselben an verschiedenen Stellen der Blattspitze verschiedener Blätter durch die Spaltöffnungen nach aussen gelangt, daher öfters auf der Unterseite als auf der Oberseite des Blattes, weil hier weniger Spaltöffnungen vorkommen, als dort. Vergiftungen der Blattspitzen können die Ausscheidung nicht verhindern; Blattspitzen, welche wenige Secunden in heisses Wasser getaucht werden, scheiden nicht

---

[1] Unter ähnlichen Verhältnissen habe ich nur noch bei einigen unbedeckten Gräsern (*Hordeum, Triticum, Secale* etc.) Tropfenausscheidung beobachtet, solange die Pflänzchen eine Höhe von 3—4 *cm* nicht überschritten hatten; die Luft war sehr trocken, die Temperatur durchschnittlich 17° C.

mehr aus; nach einigen Stunden sieht man das Wasser unmittelbar unterhalb der verbrühten Stelle in Tropfen austreten.

Hordeum vulgare L.

Haberlandt hat zuerst den Nachweis geliefert,[1] dass bei den Getreidearten und wahrscheinlich bei allen Gräsern die Wasserausscheidung an der Spitze der Scheidenblätter und der ersten Laubblätter durch typische Wasserspalten stattfindet und nicht durch Risse, wie bisher allgemein angenommen wurde; diese Risse treten erst, wie man sich leicht überzeugen kann, später ein.

An der äussersten, in der Jugend kapuzenförmig gewölbten Spitze der Gerstenblätter vereinigen sich drei Gefässbündel ohne irgend ein freies Ende, wie wir es bei *Agapanthus* kennen lernten; die letzten Tracheiden schliessen in einem Bogen zusammen. Diese Vereinigungsstelle der Gefässbündel erscheint bei genauer Betrachtung schwach muldenförmig vertieft, indem die seitlichen Tracheiden gegen die convexe Aussenseite zu etwas höher liegen, als die übrigen, welche den Boden der Vertiefung darstellen. Um diese Stelle herum, welche als heller Fleck sich deutlich abhebt, insbesondere über den Gefässbündelbahnen, liegen einige Spaltöffnungen, welche wegen ihrer von den übrigen Stomaten abweichenden Form als Wasserspalten aufgefasst werden müssen (Taf. I, Fig. 12). Die denselben benachbarten Zellen der Epidermis zeigen öfters schöne Anthokyankugeln. Um zu erfahren, ob ausser an der Spitze unter Umständen auch noch anderen Stellen des Blattes das Wasser in liquider Form austreten könne, verklebte ich einige Blattspitzen mit venetianischem Terpentin; es zeigten sich bald an verschiedenen Stellen der morphologischen Oberseite jener Blätter entfernt von der Spitze und knapp am Rande einige Tropfen; da diese Stellen nur normale Spaltöffnungen erkennen liessen, so liegt die Vermuthung nahe, dass durch diese das Wasser austrat. Denselben Effect erzielte ich mit Maisblättern; die Tropfen waren stets an verschiedenen Stellen des Randes sichtbar, 3—5 *cm* von der Spitze entfernt. Brüht man die Spitzen

---

[1] L. c. p. 87 ff.

mit heissem Wasser ab, so treten die Tropfen sowohl unmittelbar unterhalb der verletzten Stelle als auch an verschiedenen Punkten des Randes aus. Diese Untersuchungen und einfachen Versuche liefern den Nachweis, dass das Wasser bei den genannten Gräsern in normalen Verhältnissen nur an der Blattspitze austritt, und zwar in der Jugend durch Wasserspalten, später durch Risse; wird aber diese Austrittsstelle auf irgend eine Weise versperrt, so findet das Wasser andere Ausflussöffnungen am Rande des Blattes.

Dieselbe Erscheinung kann man auch bei genauer Beobachtung im Freien wahrnehmen, und zwar in den Morgenstunden solcher Tage, an welchen Thaubildung ausgeschlossen ist. Man sieht da an manchen Grasblättern nur an der Spitze einen ausgeschiedenen Wassertropfen, andere Blätter aber haben nur am Rande einen oder einige Tropfen. Eine Vergleichung dieser Thatsache mit den bei *Tradescantia viridis* und *Benthamia fragifera* gemachten Beobachtungen lässt vermuthen, dass der Gefässbündelstrang am Rande mancher Blätter eine besondere Bedeutung für die Wasserleitung hat.

Phaseolus multiflorus Willd.

Nach den Untersuchungen von Haberlandt[1] findet die Tropfenausscheidung auf der Unterseite, spärlicher auf der Oberseite dieser Blätter durch keulenförmige Drüsenhaare statt, welche insbesonders an den Seiten der Blattrippen sitzen.

Es erscheint mir nicht unwahrscheinlich, dass zum Mindesten bei Anwendung von künstlichem Drucke auch durch Spaltöffnungen die eingepresste Flüssigkeit austritt, und zwar aus folgenden Gründen:

Eine dreiprocentige Kupfervitriollösung wurde in einen *Phaseolus*-Stengel eingepresst, dessen Primordialblätter eine Länge von 7 *cm* hatten. Quecksilberhöhe bei Beginn des Versuches 18 *cm*; nach 5 Stunden erfolgte die Ausscheidung bei einem Drucke von 15 *cm*, und zwar auf beiden Blattseiten; einige wenige, sehr kleine Tröpfchen zerstreut auf der Oberseite, starke Secretion auf der Unterseite, insbesondere in den

[1] Sitzungsber. der kais. Akad. der Wissensch. in Wien, Bd. CIII, Abth. I, S. 509, ff.

Winkeln der Blattnerven, also genau so, wie bei einer intacten Pflanze unter dem Glassturze. Der Nachweis der ausgeschiedenen Flüssigkeit geschah sehr leicht mittelst Ferrocyankaliumpapier.

Dass die Drüsenhaare eine Kupfervitriollösung durch active Thätigkeit ausscheiden, ist gewiss nicht der Fall; dass dieselben aber auch nicht passiv der genannten Lösung den Durchtritt ermöglichen, geht daraus hervor, dass in keinem derselben eine Spur von Kupfervitriol nachgewiesen werden konnte. Es muss deshalb diese Ausscheidung auf andere Weise, wahrscheinlich durch Stomata, vor sich gehen. Bei aufmerksamer Untersuchung findet man über die Blattfläche zerstreut, insbesonders an den Seiten der Blattrippen der Unterseite Spaltöffnungen, welche durch ihre Form ausserordentlich an typische Wasserspalten erinnern (Taf. I, Fig. 9); dieselben sind vollständig rund oder breiter als lang, sehr oft mit grossem, weit geöffnetem Porus, bisweilen auf einem kleinen Zellhügel liegend (Taf. I, Fig. 10).

Von zehn derartigen Experimenten mit dem gleichen Erfolge will ich noch eines des Näheren beschreiben:

Normaler Spross mit sechs Blättern, von denen die unteren vollständig ausgewachsen waren; Quecksilberdruck = 15 *cm*; schon nach zwei Stunden einzelne, kleine Tröpfchen auf der Unter- und Oberseite der Blätter, welche als Kupfervitriollösung nachgewiesen wurden. Nach vier Stunden vom Beginne des Versuches an (Quecksilberdruck = 10 *cm*) reichliche Secretion an der Unterseite der Blätter, ebenso an den Nebenblättern und den Blattstielen. Das Reagenspapier wurde bei Berührung mit den Secrettropfen stark kupferroth gefärbt.

Die nähere Untersuchung dieser Blätter zeigte, dass die eingepresste Flüssigkeit sich nur im Holztheile der Gefässbündel bewegte und bis in die feinsten Blattadern vorgedrungen war. Auch in den Athemhöhlen einiger Spaltöffnungen konnte mit Sicherheit das Kupfervitriol erkannt werden.

Eine neue Illustration der Thatsache, dass auch an abgeschnittenen Pflanzentheilen grosse, osmotische Druckkräfte zum Vorschein kommen können, liefern in ganz ausgezeichneter Weise die Blätter von *Phaseolus multiflorus*. Dieselben können

auch ohne Wurzeldruck und ohne Anwendung eines künstlichen Druckes sehr stark secerniren, wie folgender Versuch zeigt:

Abgeschnittene ausgewachsene Blätter einer kräftigen, im Freien cultivirten Pflanze wurden in Brunnenwasser gestellt und in den feuchten Raum unter die Glasglocke gebracht. Nach sechs Stunden trat eine so reiche Wasserausscheidung ein, wie ich sie selten an intacten Pflanzen beobachtet hatte; dieselbe zeigte sich vorherrschend auf der Blattunterseite, welche mit zahlreichen Tröpfchen verschiedener Grösse bedeckt war; auch die Blattstiele und die Nebenblättchen zeigten dieselbe Secretion, wie eine bewurzelte Pflanze im feuchten Raume.

Es ist gleichgiltig, ob man die Blätter unter Wasser abschneidet oder in der Luft und erst später in das Wasser stellt, der Beginn und die Stärke der Secretion sind unter sonst gleichen Umständen immer dieselben.

Wenn man auf die halbe Unterseite ausgewachsener Blätter eine 0·1 procentige alkoholische Sublimatlösung durch ein einmaliges Bepinseln einwirken lässt und die so behandelten, in Brunnenwasser stehenden Blätter, nachdem sie vollständig trocken geworden sind, in den feuchten Raum bringt, so scheiden nur die nicht vergifteten Blattflächen aus.

Die mikroskopische Untersuchung der mit Sublimat bepinselten Epidermis lässt erkennen, dass fast alle Keulenhaare collabirt sind; aber auch alle Spaltöffnungen sind vollständig geschlossen, ein Beweis, dass die ganze Epidermis durch das Sublimat mehr weniger beeinflusst wurde; auch in der Mehrzahl der Schwammparenchym-Zellen erscheint der Inhalt contrahirt.

Die vergifteten Fiederblättchen fallen bisweilen schon nach 48 Stunden ab, während die intacten abgeschnittenen Blätter zehn Tage und länger eine starke Secretion zeigen. Dieselben Erscheinungen wurden auch nach Bepinselung mit 0·01 % alkoh. Sublimatlösung beobachtet. Es lassen somit derartige Experimente nicht erkennen, ob die Secretion durch die active Thätigkeit der Keulenhaare oder durch andere Zellen vor sich geht. Der oben angeführte Druckversuch bei Anwendung von Kupfervitriol lässt aber vermuthen, dass es die Spaltöffnungen

sind, durch welche das Wasser seinen Weg nach aussen nimmt.

III.

Zusammenfassung.

Die unter günstigen Umständen eintretende Tropfenausscheidung an den Blättern von *Bryophyllum calicinum* Salisb., *Ranunculus auricomus* L., *Oenothera biennis* L. und *Aucuba japonica* Thbg. beruht auf blosser Druckfiltration ohne active Betheiligung des hier deutlich differenzirten Epithems. Die bisher für die Drüsennatur dieses Gewebes angeführten Gründe sind nicht beweiskräftig.[1] Es ist daher sehr wahrscheinlich, dass das Epithem im Allgemeinen keine active Thätigkeit besitzt und weder die liquide Secretion nach aussen hin besorgt, noch die sehr kleinen Intercellularen zwischen den Epithemzellen mit Wasser erfüllt.

Die Lage eines solchen Gewebes zwischen Endtracheiden und Wasserspalten bildet an und für sich einen guten Abschluss der trachealen Leitungsbahnen, der in allen jenen Fällen fehlt, wo die Endtracheiden bis an die Wasserhöhlen reichen.

Auch bei jenen Pflanzen, wo ein Epithem schwächer ausgebildet ist, beruht die sichtbare Tropfenausscheidung, wie die durchgeführten Sublimatvergiftungen und Einpressungen von Kupfervitriol lehren, weder auf der activen Thätigkeit des Epithems, noch der der Wasserspalten.

Agapanthus umbellatus L'Her. hat weder Epithem, noch Wasserspalten, aber an der Spitze der Blätter einige wenige, frei endende Tracheiden, welche theilweise direct an Intercellularräume grenzen. Die Wassertropfen treten theils auf der morphologischen Oberseite, theils, und zwar häufiger auf der Unterseite des Blattendes aus, weil hier die Spaltöffnungen und Intercellularen zahlreicher sind, als dort und das Wasser

[1] Siehe I. Abth. dieser Arbeit, S. 523—525. Der in der letzten Zeit sich verbreitenden Ansicht, dass bei der Wasserausscheidung solcher Pflanzen, welche zwischen Wasserspalten und Tracheidenenden ein Epithem haben, dieses letztere Gewebe mehr weniger activ thätig sei, kann ich auf Grund meiner Untersuchungen nicht beipflichten.

an den Orten des geringsten Widerstandes austritt. Blattspitzen, welche einige Secunden in heisses Wasser getaucht wurden, schieden nicht mehr aus; dagegen konnte Sublimatvergiftung die Secretion nicht hindern.

Die Blätter der Gräser scheiden in der Jugend durch an der Spitze liegende Wasserspalten, später durch Risse liquides Wasser aus. Verhindert man die Ausscheidung der jugendlichen, mit Wasserspalten versehenen Blätter dadurch, dass man die Blattspitzen mit einem für Wasser undurchlässigen Stoff überzieht, also die Wasserspalten verklebt, oder dadurch, dass man dieselben in heisses Wasser taucht, so tritt die Secretion an verschiedenen Stellen des Blattes mehr weniger entfernt von der Spitze in der unmittelbaren Nähe des Blattrandes ein und erfolgt wahrscheinlich durch Luftspalten.

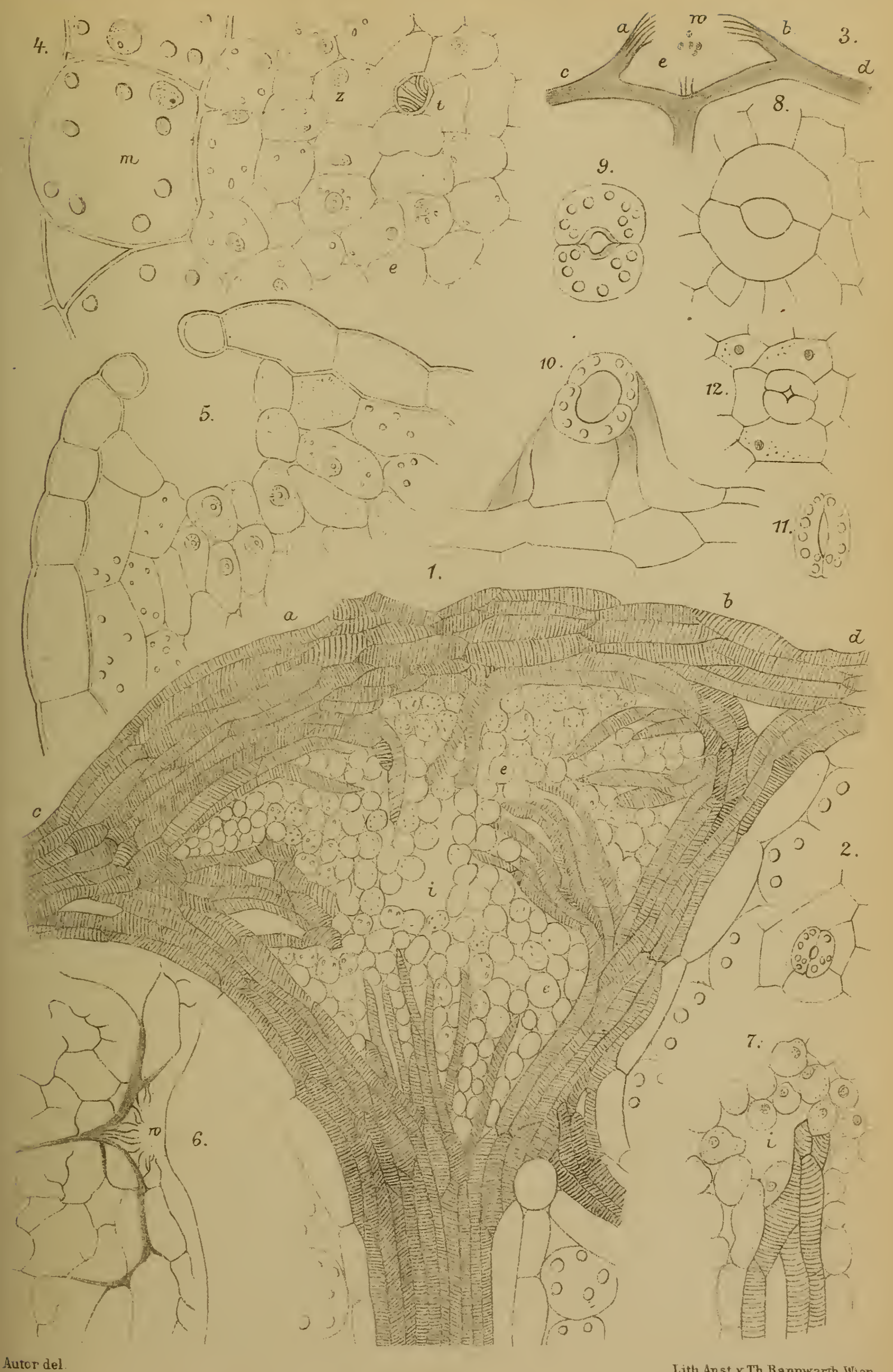
Bemerkenswerth ist die Wasserausscheidung bei *Tradescantia viridis (hortorum)* durch Wasserspalten, welche auf der Blattoberseite in einer Reihe am Rande des Blattes über einem Randstrang angeordnet sind; es sind die einzigen Spaltöffnungen der Blattoberseite. Zu denselben verlaufen keine freien Bündelenden; sie erhalten das Wasser durch an die Wasserhöhlen grenzende Seitenwände der Tracheiden des Randstranges. — Der starke Randstrang der ganzrandigen Blätter von *Benthamia fragifera* Ldl., der, wie die nähere Untersuchung lehrt, eine besondere Rolle bei der Wasserleitung spielt, scheint in ähnlicher Weise, wie bei *Tradescantia*, die liquide Secretion am Rande des Blattes zu veranlassen.

Die Cotyledonen von *Helianthus annuus* L., *Eschscholtzia californica* Cham. und *Bryonia alba* L. verhalten sich wie Laubblätter mit schwach ausgebildetem Epithem. Auch hier liegt am vorderen Rande zwischen Gefässbündelenden und Wasserspalten eine Art Epithem, welches ebenfalls nicht activ bei der Secretion liquiden Wassers betheiligt ist, wie die ausgeführten Sublimatvergiftungen zeigen.

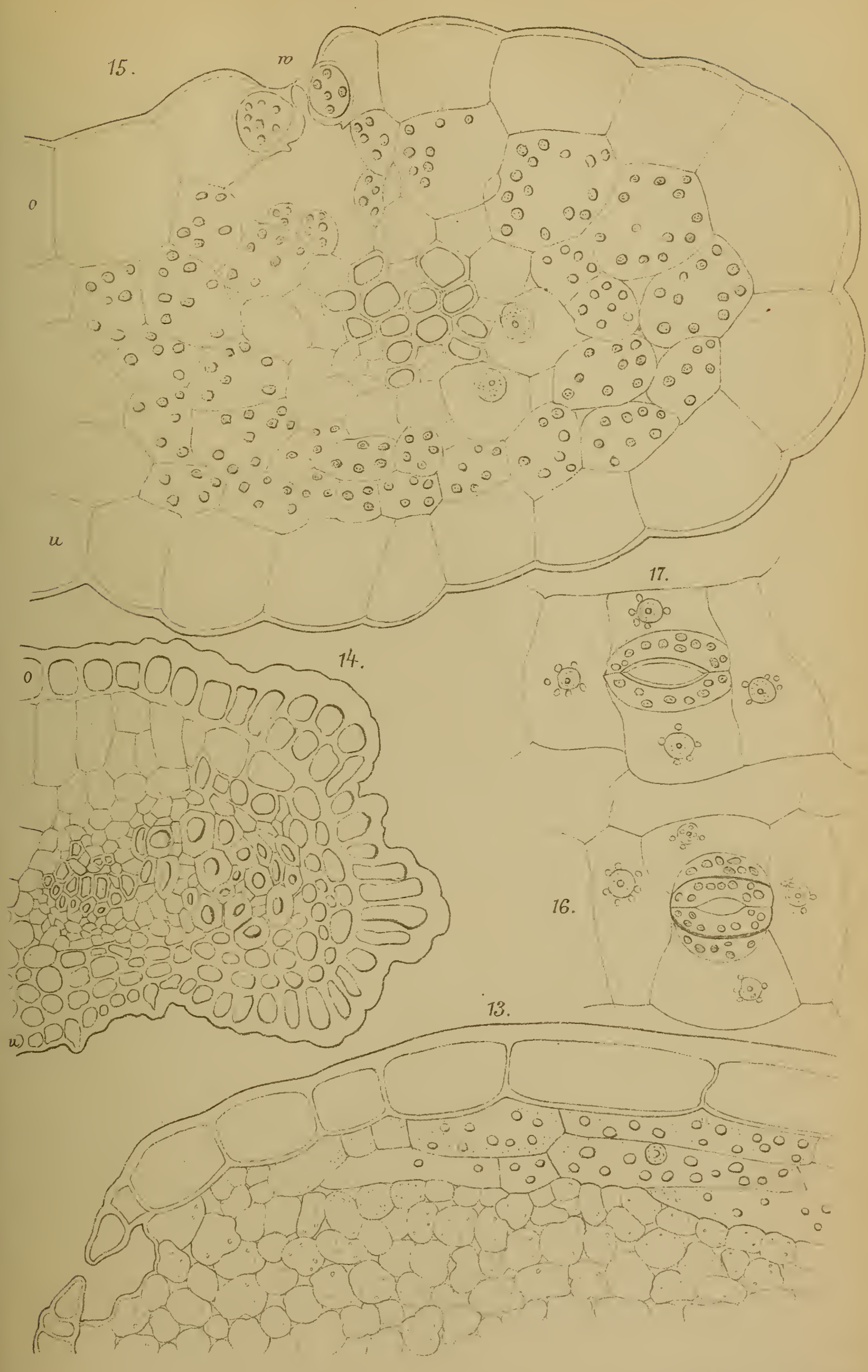
Bei den Blättern von *Phaseolus multiflorus* Willd. scheinen nicht die Keulenhaare die Wasserausscheidung zu besorgen. da bei relativ geringem Quecksilberdrucke eine dreiprocentige Kupfervitriollösung genau in derselben Weise zum Austritte gelangt, wie destillirtes Wasser, und die eingepresste Flüssig-

keit in den genannten Trichomen nicht nachgewiesen werden kann. Vergiftung durch Bepinselung mit 0·1—0·01 procentiger alk. Sublimatlösung und dadurch erzielte Verhinderung der Wasserausscheidung beweist nicht die active Thätigkeit der Haare, weil durch solche Behandlung nicht nur diese Trichome, sondern auch die Spaltöffnungen und theilweise das Mesophyll getödtet werden. Derartige Blattfiedern mit bepinselter halber Unterseite fallen im feuchten Raume bisweilen schon nach 48 Stunden ab. Dass auch an abgeschnittenen Pflanzentheilen grosse, osmotische Druckkräfte zum Ausdrucke kommen können, zeigen in ausgezeichneter Weise abgeschnittene Blätter dieser Pflanze, welche im feuchten Raume in gleicher Weise und ebenso stark viele Tage hindurch Wassertropfen ausscheiden, wie eine intacte Pflanze unter gleichen Bedingungen.

Herrn Prof. Dr. H. Molisch, welcher durch vielfache Anregung meine Untersuchungen in ausserordentlicher Weise förderte, spreche ich meinen besten Dank aus.



Autor del. Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien



Autor del. Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien

Erklärung der Zeichnungen.

Tafel I.

1, 2, 3, 4. *Bryophyllum calicinum* Salisb.:

1. Epithem (*e*) mit den angrenzenden Gefässbündeln von der Blattunterseite aus gesehen. V. 150.
2. Eine Wasserspalte. V. 350.
3. Gefässbündelverlauf in dem Kerbzahne eines jungen Blattes (schematisirt); das Epithem (*e*) ist durch die Stränge *a b* noch nicht vollständig eingeschlossen; *w* = Wasserspalten.
4. Ein Theil des Querschnittes durch eine Blattkerbe an der Stelle des Epithems (*e*); *m* = Mesophyll gegen die Blattoberseite zu. V. 350.

5. *Mimulus moschatus* L.: Medianer Längsschnitt durch die Spitze eines Blattzahnes. V. 350.

6. *Bryonia alba* L.: Gefässbündelverlauf im distalen Ende des Cotyledon; *w* = Region der Wasserspalten.

7. *Agapanthus umbellatus*: Freies Bündelende an der Blattspitze; *i* = Intercellularraum. V. 150.

8. *Ricinus communis* L.: Wasserspalte des Cotyledon. V. 300.

9, 10, 11. *Phaseolus multiflorus* Willd.:

9. Wasserspalte der Blattunterseite innerhalb der Nervenbahnen. V. 250.
10. Wasserspalte an der Seite einer Blattrippe, auf einem Zellhügel liegend. V. 250.
11. Luftspalte. V. 250.

12. *Hordeum vulgare* L.: Wasserspalte auf der Blattspitze; in einigen benachbarten Zellen liegen Anthokyankugeln. V. 250.

Tafel II.

13. *Ranunculus auricomus* L.: Ein Theil des medianen Längsschnittes durch die Spitze eines Blattlappens. V. 350.

14. *Benthamia fragifera* Ldl.: Querschnitt durch den Blattrand; *o* = Epidermis der Oberseite, *u* = der Unterseite des Blattes. V. 180.

15, 16, 17. *Tradescantia viridis (hortorum)*:

15. Querschnitt durch den Blattrand; *o* = Oberseite, *u* = Unterseite des Blattes; *w* = Wasserspalte. V. 360.
16. Wasserspalte in der Flächenansicht. V. 360.
17. Luftspalte in der Flächenansicht. V. 360.